

УДК 576.895.421 + 591.342 + 591.54 (235.223)

© 1995

**СООТНОШЕНИЕ СВЕТОВОГО И ГИГРОТЕРМИЧЕСКОГО ФАКТОРОВ
В ДЕТЕРМИНАЦИИ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИАПАУЗЫ
ЛИЧИНОК И НИМФ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА
НА СЕВЕРО-ЗАПАДНЫХ ОТРОГАХ ВОСТОЧНОГО САЯНА**

Ю. С. Коротков, Г. С. Кисленко

Показано, что в тайге обследуемого района на широте 56° N фотопериодические условия 21 июля и 25 июня определяют диапаузу 50 % напивавшихся личинок и нимф *Ixodes persulcatus*. Длина дня в это время составляет 16 ч 45 мин и 17 ч 37 мин. Сезонные колебания температуры и осадков в мае–июне служат основной причиной модификации критического фотопериода. В отдельные годы критическая дата личинок и нимф колеблется под влиянием этих факторов в пределах 11–28 июля и 19 июня–6 июля. Соответствующие значения критической длины дня составляют 16 ч 20 мин–17 ч 12 мин и 17 ч 23 мин–17 ч 37 мин.

Роль и место морфогенетической диапаузы личинок и нимф в жизненном цикле таежного клеща *Ixodes persulcatus* достаточно хорошо известны (Хейсин и др., 1955; Балашов, 1967; Белозеров, 1985, и др.). Одним из наиболее сложных и малоизученных вопросов остается соотношение температуры и фотопериода (в более широком плане – соотношение фотопериода и комплекса внешних условий) в детерминации и индукции диапаузы. Ключ к пониманию данной проблемы могли бы дать результаты многолетних полевых наблюдений. К сожалению, такие наблюдения единичны и нередко игнорируют уже известные закономерности, установленные в лабораторных экспериментах. На это указывают такие особенности полевых опытов, как использование лабораторной культуры клещей, принудительное кормление клещей на лабораторных животных и т. п. (Бабенко, Рубина, 1968; Жмаева, 1969; Качанко, 1978, и др.). Ясно, что при таком подходе голодные особи искусственно исключаются из числа чувствительных к фотопериоду, а это ведет к нарушению соответствия между опытными данными и процессами, протекающими в природе. Известно (Бабенко, Платонова, 1965; Белозеров, 1968), что возникновение диапаузы определяется условиями содержания личинок и нимф не только после их питания, но и до этого.

В своей работе мы ставили целью установить сроки детерминации личиночной и нимфальной диапаузы *I. persulcatus* в предгорьях Восточного Саяна, оценить характер изменения нормы фотопериодической реакции (ФПР) клещей под влиянием сезонных и годовых колебаний температуры и осадков. Методической основой служили наши разработки (Коротков, Кисленко, 1991), учитывающие современные требования к подобного рода исследованиям и позволяющие избежать существенных расхождений между процессами, наблюдаемыми в опыте и природной обстановке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1986–1991 гг. на полевом стационаре Красноярской краевой санитарно-эпидемиологической станции, расположенном в 100 км западнее Красноярска (окрестности с. Большой Кемчуг – 56° с. ш., 91.5° в. д.). Стационар хорошо известен по книге „Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге” (1968), отразившей результаты работы противэпидемического отряда ИМПитМ им. Е. Н. Марциновского в конце 50-х–начале 60-х годов. Наши исследования проводились только на части стационара, занимающей суходольные темнохвойные долинные леса, затронутые выборочными рубками. Никифоров (1968) относит такие участки к подтипу смешанных темнохвойно-лиственных лесов. Основным материалом служили результаты на-

Исходные данные и параметры, характеризующие критический период в детерминации диапаузы напивавшихся личинок и нимф *Ixodes persulcatus* на Кемчугском стационаре (56° с. ш., 91.5° в. д.)

Initial data and parameters characterising the critical period of diapause determination for engorged larvae and nymphs *Ixodes persulcatus* in Kremenchyug Station (56°N, 91.5°E)

Параметры	Год						Всего, среднее
	1986	1987	1988	1989	1990	1991	
	Личинка						
Количество клещей в опыте	107	638	209	413	226	127	1720
Смертность от закладки до линьки, %	9.3	5.2	0.0	8.2	5.3	0.0	5.1
Критическая дата (Т ₅₀), число/мес.	23 VII	24 VII	20 VII	18 VII	11 VII	28 VII	21 VII
Критическая длина дня (ДД ₅₀), час, мин	16.38	16.34	16.48	16.54	17.12	16.20	16.45
Период между насыщением 20 и 80 % диапаузирующих, сутки	8	9	10	8	9	16	10
Изменение длины дня в период насыщения от 20 до 80 % диапаузирующих (час, мин)	0.2	0.24	0.13	0.2	0.24	0.11	0.19
	Нимфа						
Количество клещей в опыте	30	139	249	73	82	41	614
Смертность от закладки до линьки, %	5.0	10.8	9.6	5.5	7.3	9.8	8.9
Критическая дата (Т ₅₀), число/мес.	26 VI	24 VI	22 VI	25 VI	19 VI	6 VII	25 VI
Критическая длина дня (ДД ₅₀), час, мин	17.37	17.37	17.37	17.37	17.36	17.23	17.37
Период между насыщением 20 и 80 % диапаузирующих, сутки	6	7	4	7	10	3	6
Изменение длины дня в период насыщения от 20 до 80 % диапаузирующих (час, мин)	0.04	0.01	0.01	0.03	0.02	0.28	0.06

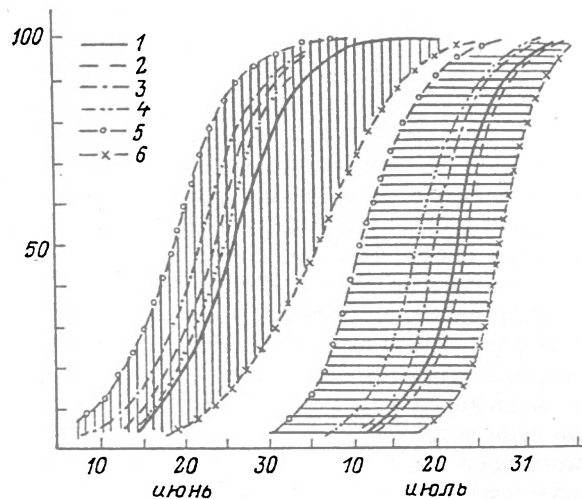


Рис. 1. Сезонные изменения числа диапаузирующих сытых личинок и нимф таежного клеща (%).

1 – 1986 г.; 2 – 1987 г.; 3 – 1988 г.; 4 – 1989 г.; 5 – 1990 г.; 6 – 1991 г. Вертикальная штриховка – нимфы; горизонтальная штриховка – личинки.

Fig. 1. Seasonal fluctuation of the number of engorged larvae and nymphs in the state of diapause (%).

блюдения за ходом развития напитавшихся личинок и нимф в естественной среде обитания. Для этого со зверьков, отловленных в природе, собирали полностью напитавшихся клещей и помещали их в лесную подстилку по методике Бабенко (1956). Клещевые закладки производили на двух рандомизированных площадках по 25 га каждая. Отбор клещей для опыта, размещение закладок по территории, порядок проверки и подготовку материала для статистической обработки проводили по нашей методике (Коротков, 1985; Коротков, Кисленко, 1991). За 6 лет было заложено в лесную подстилку 1720 личинок и 614 нимф (см. таблицу). В качестве обобщенных данных, отражающих ход подготовки клещей к диапаузе, использовали расчетные пробит-кривые (рис. 1). Основными параметрами для сравнительного анализа изменчивости ФПР служили расчетная критическая дата ухода в диапаузу 50 % особей в партиях клещей, напитавшихся в эту дату (T_{50}), и соответствующая критическая длина дня ($ДД_{50}$). Отобранные параметры использовались далее в регрессионных моделях, устанавливающих зависимость этих параметров от температуры и количества выпавших осадков в отдельные отрезки весенне-летнего сезона. Подбор и оценка параметров моделей проводились с помощью компьютерного пакета статистических программ Statgraphios.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты изучения жизненного цикла *I. persulcatus* в значительной степени определяются условиями полевого опыта, особого внимания в котором требует оценка неспецифической смертности клещей. Последняя способна не только исказить представление о масштабах естественной гибели клещей в природе, но и существенно повлиять на оценку соотношения особей, развивающихся с диапаузой или без нее. Использование модифицированной нами „методики закладок” (Коротков, Кисленко, 1991) позволило свести данную проблему к минимуму. Средняя многолетняя смертность сытых личинок и нимф от момента их помещения

в лесную подстилку до линьки в следующую фазу развития составила всего 5.1 и 8.9 % и не превышала в отдельные годы 9.3 и 10.8 % (см. таблицу). В случае использования других методик соответствующая смертность оказывалась во много раз выше, достигая 84 и 90 % (Бабенко, Рубина, 1968; Жмаева, 1969, и др.).

Личинки и нимфы в нашем опыте развивались в основном согласно общей схеме, установленной для большей части ареала таежного клеща (Бабенко, 1985). Вместе с тем, впервые для Средней Сибири, показана способность сытых нимф к повторной диапаузе. Ранее такая возможность рассматривалась либо как вероятное, но весьма редкое событие (Шихарбеев, 1965; Жмаева, 1969), либо полностью отвергалась (Наумов, 1975; Бабенко, 1985). В нашем опыте дважды зимовали 7 нимф, напивавшиеся 29 июня, 1 и 15 июля 1988 г. Все клещи оставались подвижными в течение двух весенне-летних сезонов 1988 и 1989 гг. Одна из нимф погибла в мае 1990 г., а шесть оставшихся перелиняли в имаго только в конце августа этого года. Полученные данные дают основание к пересмотру сложившихся представлений о продолжительности жизненного цикла *I. persulcatus*. Мы считаем возможным развитие этого клеща в течение 3–6 лет, вместо 3–5 лет, установленных ранее (Бабенко, 1985).

Основные черты, характеризующие сроки детерминации диапаузы в долинных смешанных темнохвойно-лиственных лесах стационара, показаны на рис. 1 и в таблице. Обычно первые диапаузирующие особи появлялись среди личинок и нимф, напивавшихся соответственно в начале июля и первой декаде июня. Наиболее ранняя индукция наблюдалась в 1990 г., когда первые диапаузирующие личинки встречались среди напивавшихся 20 июня, а нимфы – 29 мая. Последние клещи, развивающиеся без диапаузы, отмечались среди личинок и нимф, напивавшихся соответственно до 25 июля и 30 июня. В отдельные годы (1991) этот срок увеличивался до 2 августа и 20 июля.

Критическая дата не остается постоянной и меняется по годам в довольно значительных пределах: у личинок с 11 по 28 июля (17 сут), у нимф с 19 июня по 6 июля (17 сут). Средняя многолетняя величина T_{50} приходится соответственно на 21 июля и 25 июня (см. таблицу). Критическая дата нимфальной диапаузы наступает почти на месяц раньше личиночной. Хотя установленные пределы величины T_{50} у личинок и нимф совпадают, но соответствующие пределы критической длины дня существенно различаются (16 ч 20 мин–17 ч 12 мин и 17 ч 23 мин–17 ч 37 мин). Разница между величиной $ДД_{50}$ в отдельные годы достигает 52 мин у личинок и только 14 мин у нимф. Несоответствие в пределах годовых колебаний величины T_{50} и $ДД_{50}$ нетрудно объяснить, если принять во внимание то обстоятельство, что массовая подготовка к нимфальной диапаузе приходится на максимум летнего солнцестояния, захватывая период медленного увеличения и последующего, столь же медленного, сокращения длины дня. Детерминация личиночной диапаузы приходится на июль, когда с каждым днем длина светлой части суток быстро сокращается.

Массовый переход от бездиапаузного развития к развитию с диапаузой (от 20 до 80 %) протекает в довольно короткий период, занимающий в среднем у личинок 10 (8–16), а у нимф – 6 (3–10) сут. Длина дня за это время изменяется соответственно на 19 и 6 мин.

Приведенные данные указывают на непостоянство фотопериодического порога бездиапаузного развития преимаго таежного клеща. В поисках возможных причин, обуславливающих модификацию их ФПР, мы исследовали характер изменения по годам критической даты и критической длины дня в зависимости от колебаний гигротермических условий в различные периоды отдельных весенне-летних сезонов. Установлено (рис. 2, 3), что исследуемые параметры существенно зависят от температуры и количества выпадающих осадков. В процессе последовательных

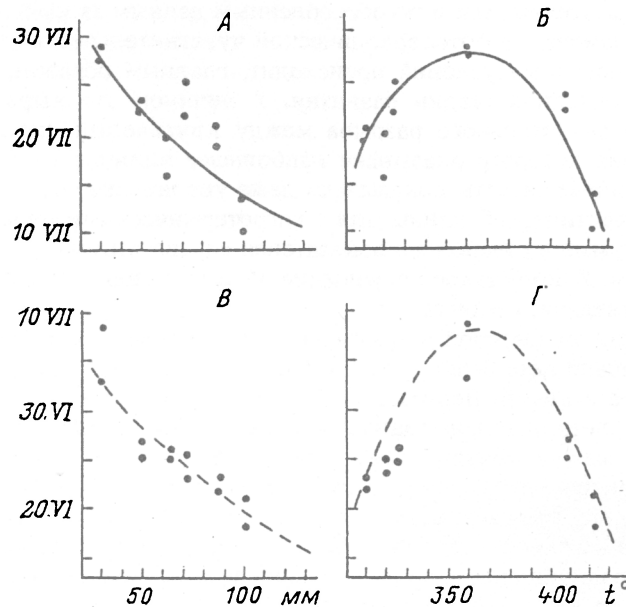


Рис. 2. Зависимость критической даты от количества выпадающих осадков (мм) и суммы среднесуточных температур (°) июня.

А, Б — личинки; В, Г — нимфы.

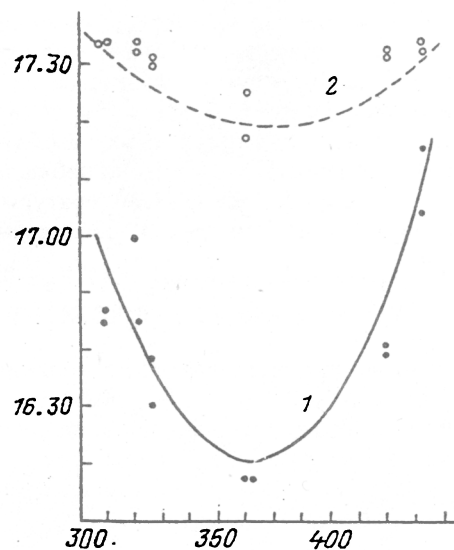
Fig. 2. Dependence of critical date upon the quantity of precipitation (mm) and temperature (°) in June.

итерационных расчетов удалось, комбинируя различные сочетания аргумента по длине временных отрезков, разделить весенне-летний сезон на периоды, различающиеся по степени воздействия внешних условий на ФПР клещей. Как личинки, так и нимфы наиболее активно отвечают изменением их фотопериодической реакции на температуру и количество выпадающих осадков в период со второй половины мая до конца июня. Климатические условия июля не отражаются на ФПР нимф уже хотя бы в силу того, что практически все нимфы, напитавшиеся в это время, развиваются с диапаузой независимо от колебания внешних условий в это время. Нам не удалось выявить и влияния погодных условий июля на ФПР личинок, подготовка к диапаузе которых приходится в основном на этот период. Такую связь мы пытались установить как при подекадном наращивании суммы температур и осадков

Рис. 3. Зависимость критической длины дня (час, мин) от суммы среднесуточных температур июня (°).

1 — личинки; 2 — нимфы.

Fig. 3. Dependence of critical day time duration (h, min) upon the sum of mean dairy temperature in June (°).



к июньским показателям, так и по обособленным данным за июль. Все это указывает на то, что изменение фотопериодической чувствительности личинок и нимф под действием погодных условий происходит, главным образом, в период прохождения ими голодной стадии развития. У личинок это выражено наиболее отчетливо из-за значительного разрыва между критической датой и периодом, погодные условия которого оказывают наибольшее влияние на сроки ее наступления. Итерационные расчеты показывают даже увеличение тесноты связи критической даты и критической длины дня с гигротермическими индексами по мере приращения к сумме их июньских показателей соответствующих значений за 3-ю и 2-ю декады мая. У нимф такое приращение, напротив, ведет к некоторому ослаблению тесноты анализируемой связи.

Детерминация личиночной и нимфальной диапаузы заканчивалась значительно раньше, если начало лета было прохладным и сопровождалось выпадением большого количества осадков. Подготовка к диапаузе затягивалась после умеренно теплого начала лета при минимальном количестве выпадающих в это время осадков. Связь между критической датой и количеством осадков выражается отрицательной экспонентой. Более сложная форма связи установлена для зависимости критической даты от температуры. Увеличение суммы среднесуточных температур воздуха в июне с 310 до 360–375° сопровождается смещением критической даты на более поздний период, но при дальнейшем увеличении температуры (в наших условиях до 430°) наблюдается обратный процесс. Зависимость величины T_{50} от температуры соответствующим образом преломляется и в характере связи между температурой и критической длиной дня (рис. 3). Увеличение температуры сопровождается сначала падением величины $ДД_{50}$, а затем ее ростом.

Все перечисленные связи достаточно хорошо выражаются аналитически:

$$Y_1 = \text{EXP}(3.62 - 0.007X_1); \quad R = 0.56 \pm 0.23, \quad p = 0.005 \quad (1)$$

$$Y_1 = -403.92 + 1.85X_2 - 0.002X_2^2; \quad R = 0.75 \pm 0.02, \quad p = 0.001 \quad (2)$$

$$Y_2 = \text{EXP}(3.734 - 0.0076X_3); \quad R = 0.86 \pm 0.02, \quad p = 0.000 \quad (3)$$

$$Y_2 = -586.39 + 3.401X_4 - 0.0046X_4^2; \quad R = 0.84 \pm 0.02, \quad p = 0.000 \quad (4)$$

$$Y_3 = 38.69 - 0.095X_2 + 0.0001X_2^2; \quad R = 0.76 \pm 0.02, \quad p = 0.001 \quad (5)$$

$$Y_4 = 26.35 - 0.049X_4 + 0.00007X_4^2; \quad R = 0.65 \pm 0.05, \quad p = 0.004, \quad (6)$$

где Y_1 – критическая дата детерминации диапаузы личинок, Y_2 – то же для нимф, Y_3 , Y_4 – критическая длина дня при детерминации личиночной и нимфальной диапаузы, X_1 – сумма осадков за 3-ю декаду мая и июнь, X_2 – сумма среднесуточных температур воздуха за 3-ю декаду мая и июнь, X_3 – сумма осадков в июне, X_4 – сумма среднесуточных температур июня, R – коэффициент детерминации, p – вероятность расхождения наблюдаемых и расчетных значений.

Суммарное влияние температуры и осадков на критическую дату выражается следующими уравнениями (обозначения те же, что и для уравнений 1–6):

$$Y_1 = -222.52 - 0.07X_1 + 1.107X_2 - 0.0012X_2^2; \quad R = 0.87 \pm 0.02, \quad p = 0.000 \quad (7)$$

$$Y_2 = 58.60 - 0.686X_3 + 0.0037X_3^2 - 0.00004X_4^2; \quad R = 0.90 \pm 0.02, \quad p = 0.000 \quad (8)$$

Это влияние оценивается по величине коэффициента детерминации в 0.87 ± 0.02 у личинок и 0.90 ± 0.02 – у нимф. Коэффициент корреляции между наблюдаемыми и расчетными значениями равен соответственно 0.93 и 0.95. Столь тесная зависимость дает основание использовать уравнения 7 и 8 в ретроспективном анализе процессов, протекающих в исследуемой популяции таежного клеща в предшествующие годы.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время накоплены значительные данные о фотопериодической регуляции диапаузы членистоногих (Горышин, Тыщенко, 1969; Данилевский, 1972; Волкович и др., 1991; Bünning, 1969; Marlies, 1990, и др.). Известно, что прочность ФПР в значительной степени зависит от температуры и других климатических показателей. Отличительной чертой ФПР иксодовых клещей является большая протяженность у них чувствительной стадии к изменениям длины дня (Белозеров, 1968, 1981, 1985). Восприятие фотопериодической информации происходит у голодных клещей в течение всего периода их существования, а у сытых – на протяжении всего периода подвижности и утрачивается только при переходе к линьке. Вместе с тем остается во многом неясным вопрос о чувствительных стадиях развития личинок и нимф иксодовых клещей, способных реагировать изменением нормы ФПР в ответ на изменение погодных условий.

В одной из немногих работ, затрагивающих данную проблему (Бабенко, Рубина, 1968), предполагается, что внешние условия оказывают наиболее сильное влияние на сроки бездиапаузного развития клещей в период подготовки сытых особей к переходу из стадии подвижности в стадию превращения. Календарно этот период (в условиях Кемчугского стационара) приходится как для личинок, так и для нимф на вторую декаду июля. Наши результаты подтверждают предположение о значительной изменчивости нормы ФПР под влиянием внешних условий, но вступают в противоречие как с указанными сроками, так и с представлениями о самой способности сытых особей реагировать именно в этот период каким-либо заметным отклонением их фотопериодической чувствительности. Такое воздействие, как показывают наши данные, осуществляется значительно раньше и приходится на конец весны – начало лета, затрагивая преимущественно чувствительность голодных особей. Очевидно, информация о погодных условиях накапливается так же постепенно, как и о сезонном ходе продолжительности дня. Кумулятивное проявление такой информации постепенно возрастает по мере приближения сроков питания клещей к критической дате и ослабевает после ее прохождения. Все без исключения личинки и абсолютное большинство нимф, напивавшихся в начале сезона, развиваются без диапаузы независимо от колебания внешних условий, следуя генетической программе по считыванию и реализации фотопериодической информации, полученной в ходе предшествующего развития. Сокращение длины дня ниже пороговых значений во второй половине сезона ведет к безусловной диапаузе клещей, напивавшихся в это время. Таким образом, как бездиапаузное развитие клещей, напивавшихся в начале сезона, так и обязательная диапауза клещей, напивавшихся в его конце, не зависят от колебания температуры и других климатических показателей в указанные отрезки сезона и протекают в соответствии с наследственной нормой ФПР для данной расы клещей. Модификация ФПР личинок и нимф погодными условиями осуществляется преимущественно в начале сезона – в период массовой активности голодных особей, но проявляется на сытых личинках и нимфах, питающихся в сроки, близкие к критическим. Повышение суммы температур июня с 310 до 360–375° равносильно сокращению длины дня на 35 и 15 мин и увеличению критической даты на 12 и 18 сут, т. е. чем выше температура в указанных пределах, тем позже клещи уходят в диапаузу. Дальнейшее повышение суммы температур до 430°, напротив, сопровождается снижением фотопериодического порога (более ранний уход клещей в диапаузу). Указанная зависимость наблюдалась у многих видов членистоногих, но для таежного клеща показана нами впервые.

Значение температуры второй половины лета в формировании диапаузирующего запаса членистоногих с длиннодневным типом ФПР достаточно хорошо

известно по материалам многочисленных полевых экспериментов (Данилевский, 1961). Наши данные подтверждают (на примере личинок и нимф *I. persulcatus*) сложившиеся представления о том, что июльская температура тормозит реактивацию особей, впадающих в диапаузу, но не участвует в модификации их ФПР, как предполагали Бабенко и Рубина (1968). Однако более детальный анализ фактического материала и методик, на которых строилось последнее предположение, указывает в большей степени на правомерность изложенных выше представлений и выводов. Кроме того, как можно судить по сообщению Наумова (1975), и сами авторы цитированной работы несколько позже склонны были рассматривать погодные условия конца весны—начала лета ведущим фактором модификации ФПР личинок и нимф таежного клеща.

Список литературы

- Бабенко Л. В. К вопросу о сезонных явлениях в жизни клещей *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. // Мед. паразитол. 1956. № 4. С. 346–352.
- Бабенко Л. В. Продолжительность развития сытых личинок и нимф // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Л., 1985. С. 265–273.
- Бабенко Л. В., Платонова В. Ф. О диапаузе личинок *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Parasitiformes, Ixodidae). Экспериментальные данные о воздействии фотопериода на голодных и сытых личинок // Мед. паразитол. 1965. № 1. С. 69–73.
- Бабенко Л. В., Рубина М. А. Закономерности развития таежного клеща в районе Кемчугского стационара // Вопросы эпидемиологии клещевого энцефалита и биологические закономерности в его природном очаге. М., 1968. С. 138–168.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л., 1967. 319 с.
- Белозеров В. Н. Фотопериодическая регуляция сезонного развития иксодовых клещей // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л., 1968. С. 100–128.
- Белозеров В. Н. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция // Паразитол. сб. Л. 1981. Т. 30. С. 22–46.
- Белозеров В. Н. Диапауза, ее место и роль в жизненном цикле, механизм // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Л., 1985. С. 214–219.
- Волкович Т. А., Саулич А. Х., Горышин Н. И. Чувствительная к длине дня стадия и накопление фотопериодической информации у хищного клопа *Podisus maculiventris* Say (Heteroptera, Pentatomidae) // Энтомол. обозр. 1991. Т. 70. № 1. С. 14–22.
- Вопросы эпидемиологии и биологические закономерности в его природном очаге. М., 1968. 432 с.
- Горышин Н. И., Тыщенко В. П. Физиологические механизмы фотопериодической реакции и проблема эндогенных ритмов // Фотопериодические адаптации у насекомых и клещей. Л., 1968. С. 192–269.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.
- Данилевский А. С. Система экологических адаптаций насекомых к сезонности климата // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л., 1972. С. 15–25.
- Жмаева З. М. О развитии *Ixodes persulcatus* P. Sch. в европейских южнотаежных лесах // Клещевой энцефалит в Удмуртии и прилегающих областях. Ижевск, 1969. С. 118–141.
- Качанко Н. И. Развитие иксодовых клещей у северных границ ареалов в Амурской области // Паразитология. 1978. Т. 12, вып. 3. С. 218–225.
- Коротков Ю. С. Регуляция скорости размножения и выживания таежного клеща в обработанных акарицидами очагах клещевого энцефалита. // Антропогенное воздействие на условия существования природных очагов болезней человека. М., 1985. С. 130–139.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. Морфогенетическая диапауза таежного клеща и методы ее количественной оценки в условиях полевого эксперимента // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 6. С. 494–503.
- Наумов Р. Л. Распределение клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch. на северном склоне Западного Саяна и факторы, его определяющие. Сообщ. 3. Развитие личинок и нимф и состав клещей разных генераций в популяции имаго // Мед. паразитол. 1975. № 1. С. 10–16.
- Никифоров Л. П. Природные условия Красноярского края // Вопросы эпидемиологии и биологические закономерности в его природном очаге. М., 1968. С. 15–37.
- Хейсин Е. М., Павловская О., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Продолжительность цикла развития *Ixodes persulcatus* в природных условиях Карело-Финской ССР // Тр. Карело-Финск. ун-та. 1955. Т. 6. С. 102–123.

- Шихарбеев Б. В. О сроках линьки личинок и нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. в очаге клещевого энцефалита на юго-западе Иркутской области // Тр. Иркут. НИИ эпидемиол. и микробиол. 1965. Вып. 8. С. 253–261.
- Bünning E. Common features of photoperiodism in plant and animals // Photochemistry and Photobiology. 1969. N 9. P. 219–228.
- Marlies V. N. The effect of temperature on photoperiodic induction of diapause in insect and mites: a model for the photoperiodic „counter” // J. Theor. Biol. 1990. Vol. 146, N 3. P. 369–378.

Институт полиомиелита
и вирусных энцефалитов РАМН,
Москва, 142782

Поступила 18.06.1994

A RATIO OF LIGHT AND GYGROTHERMIC FACTORS IN THE DETERMINATION
OF THE MORPHOGENETIC DIAPAUSE OF LARVAE AND NYMPHS
IXODES PERSULCATUS (IXODIDAE) IN THE NORTH-WEST SPUR OF ORIENTAL SAYAN

Yu. S. Korotkov, G. S. Kislenko

Key words: *Ixodes persulcatus*, diapause, critical photoperiod, critical date.

SUMMARY

In the taiga of the region in question at the latitude 56 °N the photoperiod regimens of 25 June and 21 July determine 50 % diapause in engorged larvae and nymphs of *Ixodes persulcatus*. The durations of the day time on these dates are 17 h 34 min and 16 h 45 min respectively. Seasonal fluctuations of temperature and precipitation in May–June are the main reasons for the modification of the critical photoperiod. In some years the critical dates for larvae and nymphs vary under these factors within the limits 11–28 July and 19 June–6 July respectively. The critical durations of the day time for these date limits are 16 h 20 min–17 h 12 min and 17 h 23 min–17 h 37 min respectively.